Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. | 17 | 197—212 | München, 6. 7. 1977

Konstruktionsmorphologie, Nr. 78[1])

Mimomys cf. reidi aus der villafranchischen Spaltenfüllung Schambach bei Treuchtlingen

Von WIGHART v. KOENIGSWALD*)

Mit 40 Abbildungen

Kurzfassung

Die Funde von *Mimomys* cf. *reidi* aus der villafranchischen Fauna einer Spaltenfüllung im Fränkischen Jura (Bayern) werden unter zwei Gesichtspunkten beschrieben. In der Morphologie des M_1 und M^3 wird die Formveränderung, die durch die Abkauung bedingt ist, der echten Variabilität gegenübergestellt. Die Untersuchung des Schmelzbandes der hochkronigen Molaren unter dem Auflicht-Mikroskop sowie dem Raster-Elektronen-Mikroskop zeigt, daß drei verschiedene Schmelztypen den Schmelz aufbauen. Ihre räumliche Verteilung wird im Bezug zur unterschiedlichen Belastung während des Kauvorganges gesehen.

Abstract

Out of a villafranchian fauna from a fissure filling in the Franconian Jura (Bavaria) *Mimomys* cf. *reidi* is discribed in two aspects. Regarding the morphology of the M_1 and M^3 a change in crown pattern caused by abbration is distinguished from variability. The investigation of the enamel of the hypsodont molars by reflecting light microscop and scanning-electron-microscop shows three different types of enamel. Their local distribution is regarded to be of functional importance during mastication.

1. Einleitung

Die Gattung *Mimomys* besitzt als Leitform für das Villafranchium und Altpleistozän große stratigraphische Bedeutung. Dennoch ist die Abgrenzung der einzelnen Arten häufig ungenügend bekannt. Auf Grund von Neufunden in einer villafranchischen Spaltenfüllung bei Schambach werden für die dort häufigste Art *Mimomys* cf. *reidi* die morphologischen Veränderungen während der Abkauung am M_1 und M^3 sowie die Ultrastruktur des Molarenschmelzes beschrieben. Damit

[1]) Nr. 77 siehe BERTHOLD, W.-U. (Arch. Protistenkunde, im Druck)

*) Dr. W. v. KOENIGSWALD, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Sigwartstraße 10, D-7400 Tübingen 1.

können einige neue Merkmale zum Vergleich von Mimomys-Molaren angeboten werden.

Diese Studie wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen eines Stipendiums gefördert und steht im Zusammenhang mit dem Teilprojekt „Konstruktionsmorphologie" im Sonderforschungsbereich 53, „Palökologie", an der Universität Tübingen.

2. Fundstelle und Begleitfauna

Das Dorf Schambach, nach dem diese Spaltenfüllung benannt ist, liegt am Nordrand des westlichen Fränkischen Jura etwa 3,5 km nordwestlich von Treuchtlingen. Der Steinbruch liegt wiederum 1 km nordnordwestlich vom Ortskern in etwa 540 m über N. N. (Blatt 7031 Treuchtlingen r. 44 24 000 h. 54 26 950). Der Steinbruch wird im Norden von einem mit rotem Lehm verfüllten Spaltensystem begrenzt, das am östlichen Ende etwa 2—3 m unter der Geländeoberfläche fossilführend ist. Die Spaltenfüllung wurde bereits bei SCHMIDT-KAHLER (1962: 18) erwähnt, allerdings ohne genauere Altersangabe. Herrn Dr. K. HEISSIG, München, verdanke ich die Kenntnis dieser Spaltenfüllung sowie einen Teil des Materials. Auf Grund von *Mimomys*-Zähnen erkannte er das villafranchische Alter. Frau L. KLEEFELDT danke ich herzlich für die große Sorgfalt beim Auslesen der Schlämmrückstände. Das Material wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie unter der Nummer BSM 1975 XXXI aufbewahrt.

Der Rotlehm der Spaltenfüllung scheint recht sauer zu sein. Die eingelagerten Kalksteinbrocken sind stark angeätzt und die meisten Knochen völlig zerstört. Auch das Dentin der Zähne ist angegriffen und nur der Zahnschmelz ist recht gut erhalten. So fehlen in der Regel die Zahnwurzeln, und zahlreiche Wühlmauszähne sind durch Auslösen des Dentins in den lingualen und den labialen Schmelzbelag zerfallen.

Bisher konnten trotz dieser recht ungünstigen Erhaltungsbedingungen folgende Taxa festgestellt werden:

Ophidia indet.
Anguis fragilis L. 1758
Sorex minutus L. 1766
Sorex sp. (mittelgroß)
Beremendia fissidens (PÉTENYI 1864)
Petenyia hungarica KORMOS 1934
Talpa minor FREUDENBERG 1910
Hypolagus brachygnathus KORMOS 1834
Pliomys episcopalis (MÉHELY 1914)
Villanyia exilis KRETZOI 1956
Mimomys cf. *reidi* HINTON 1910
Mimomys sp. (sehr groß)
? *Microtus (Allophaiomys)* sp.
Apodemus aff. *sylvaticus* (L. 1758)
Glis sackdillingensis HELLER 1936
Muscardinus sp.
Canidae
Ursidae

Die Faunenliste ist zwar nicht sehr umfangreich und mehrere Taxa können wegen der ungenügenden Erhaltung nicht näher bestimmt werden. Dennoch sind einige Arten mit stratigraphischer Aussagekraft enthalten. Der Nachweis von *Beremendia fissidens, Villanyia exilis* und *Mimomys* cf. *reidi* lassen mit großer Wahrscheinlichkeit auf das obere Villafranchium schließen. Leider sind die spärlichen Reste der unbewurzelten Wühlmaus zu schlecht erhalten, um *Allophaiomys,* die phylogenetisch älteste Untergattung von *Microtus* (Chaline 1972), sicher nachzuweisen. Das übrige Faunenbild paßt gut in das späte Villafranchium und hat große Ähnlichkeit mit der von R. Dehm entdeckten Spaltenfüllung Schernfeld, die nur 14 km südöstlich von Schambach liegt (Dehm 1962, Heller 1967). Die Schernfelder Spaltenfüllung ordnet Heller der *Mimomys-Kislangia*-Zone (nach Kretzoi 1956) zu, die in der Gliederung Westeuropas dem Tegelen entspricht (Freudenthal, Meijer & van der Meulen 1976). Eine ähnliche Altersstellung wird auch für die Spaltenfüllung Schambach für wahrscheinlich gehalten. Eventuell, falls sich *Allophaiomys* bestätigen sollte, ist aber auch ein etwas jüngeres Alter, die Betfia-Phase, für Schambach zu erwägen.

3. Zahnmorphologie bei *Mimomys* cf. *reidi* Hinton 1910

Das vorliegende Material einer mittelgroßen Wühlmaus wurde nach dem Vergleich mit dem Holotypus von *M. reidi* (London GSM 98 637) als *M.* cf. *reidi* bestimmt. Die Einschränkung in der Artbestimmung mußte erfolgen, obwohl der Holotypus, ein isolierter M_1, gut in das Material von Schambach paßt, da der einzige überprüfbare obere M^1 aus Schambach nur zwei Wurzeln hat, während für *M. reidi (= petenyii* Méhely 1915) drei Wurzeln beschrieben wurden, für *M. pusillus* dagegen nur zwei (Hinton 1926: 364). Michaux (1971: 200) beschreibt aus Etouaires M^1 von *Mimomys* aff. *reidi,* bei denen die äußere Wurzel mit der vorderen verschmilzt. Die Abgrenzung von *M. reidi* gegenüber *M. pusillus* (Méhely 1914) ist nicht zufriedenstellend. Von *M. pusillus* unterscheidet sich aber das vorliegende Material besonders in den jungen, noch wenig abgekauten M_1. Heller (1963: Abb. 5) und Fejfar (1972: Abb. 2a, b, 3a) zeigen, daß bei diesen jungen Zähnen von *M. pusillus* keine Komplizierungen *(Mimomys*-Kante und Schmelzinsel) ausgebildet sind, wie sie das vorliegende Material aus Schambach zeigt. Dagegen stimmt es mit den als *M. reidi* bestimmten Funden aus Kadzielnia und Rebielice (Kowalski 1958, 1960) und Tegelen (Freudenthal, Meijer & van der Meulen 1976) überein. Die Bezeichnung der Zahnelemente folgt dem Vorschlag von Fejfar 1961. Zement ist bei den meisten Zähnen eingelagert, z. T. aber durch die Verätzung im Boden reduziert.

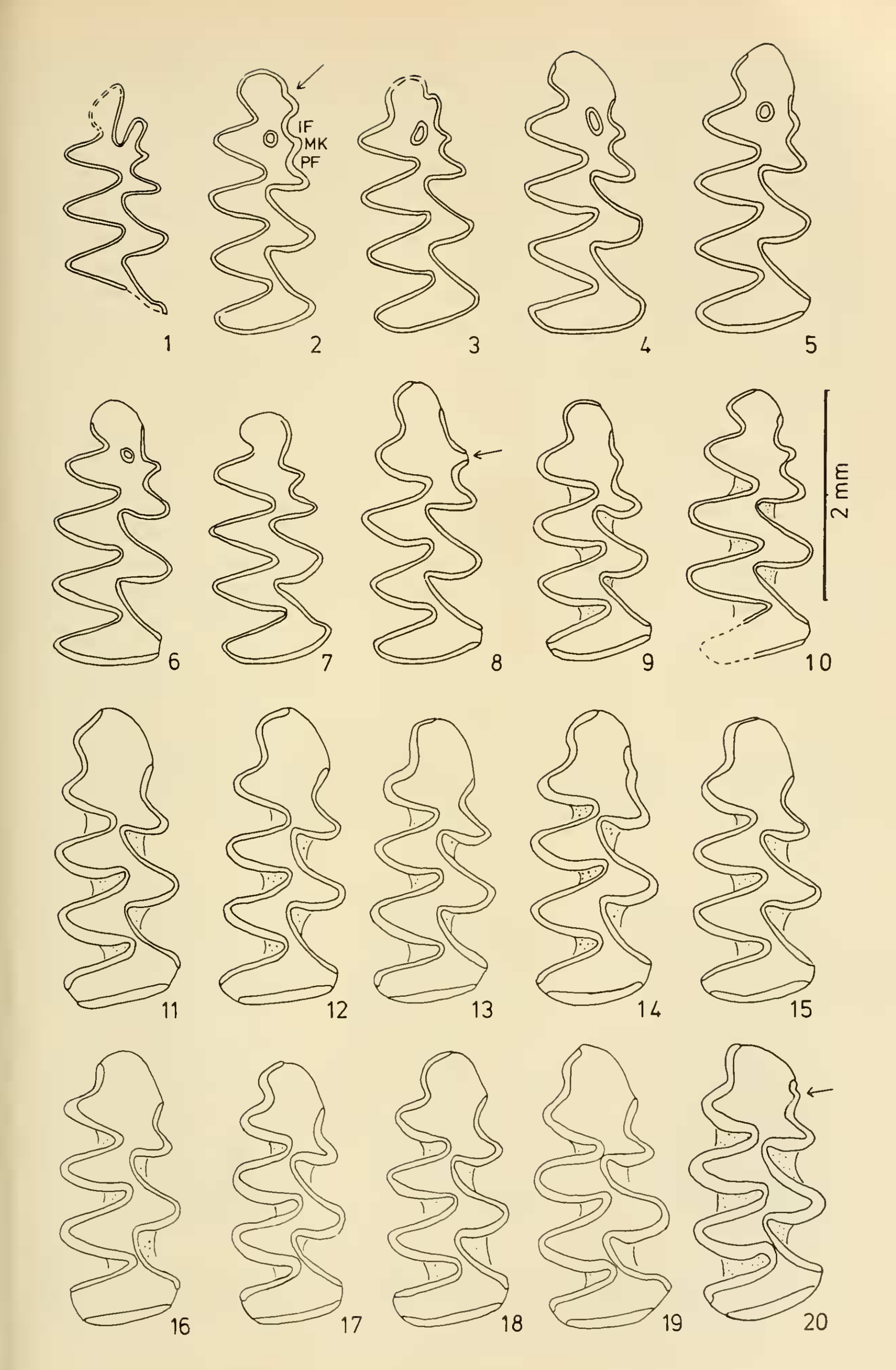
3.1 Der erste untere Molar

Für die Vielgestaltigkeit der ersten unteren Molaren sind zwei Faktoren bestimmend, die bei der Beurteilung bewurzelter Wühlmausmolaren stets zu unterscheiden sind. Der erste Faktor ist die echte Variabilität, die aber nur dann richtig abgeschätzt werden kann, wenn zuvor der zweite Faktor, nämlich die Veränderung des Kauflächenbildes während des Abkauvorgangs, geklärt ist. Da die Oberkante unabgekauter Zähne Komplizierungen aufweist, die sich — mit Ausnahme der Schmelzinsel — nicht tiefer in die Zahnkrone festsetzen, erfolgt bereits in den ersten

Abbildungs-Nummer	Seite	Kronenhöhe	Schmelzinsel	Synklinale vor der Inselfalte	Mimomys-Kante	tiefste Stelle der Inselfalte über der Kronenbasis	Unterbrechung des Schmelzbandes an:				Länge der Krone	Breite der Krone am HL
							Vorderlobus	Hinterlobus — labial	Hinterlobus — lingual	Mimomys-Kante		
1	re.	4.5		+	+	2.6					—	—
2	li.	(3.7)	+	+	+	?					2.60	1.00
3	re.	4.3	+	+	+	2.7					2.44	1.04
4	li.	4.1	+		+	2.9	+	?			—	—
5	li.	4.2	+		+	2.8	+	+			2.80	1.12
6	li.	4.1	+		+	3.0	+	+			2.60	1.08
7	re.	4.0	?		+	2.6	?				—	1.08
8	li.	4.0			+	1.9	+	+		+	2.76	1.12
9	li.	3.5			+	3.3	+	+			2.56	1.04
—	re.	(3.3)			+	2.6	+	?	?	+	—	—
10	li.	3.2			+	0.7	+	+	?		2.64	1.20
11	li.	3.0					+	+	+		2.84	1.16
12	li.	3.0					+	+	+		2.88	1.12
13	li.	2.9					+	+	+		2.76	1.16
—	re.	2.8			+	2.5	+	+	+		—	—
14	li.	2.6			+	2.3	+	+	+		2.84	1.12
15	li.	2.4					+	+	+		2.76	1.12
16	li.	2.2					+	+	+		2.68	1.16
17	re.	2.2					+	+	+		2.52	1.08
18	li.	2.1					+	+	+		2.72	1.12
—	li.	2.1					+	+	+		—	—
19	li.	1.5					+	+	+		2.76	1.20
20	li.	1.5					+	+	+		2.72	1.20

Tab. 1: *Mimomys* cf. *reidi*, Villafranchium, Schambach.
Kauflächenmerkmale des M_1 in Abhängigkeit von der Kronenhöhe (Maße in mm)

Abb. 1—20: *Mimomys* cf. *reidi*, Schambach, Villafranchium. Veränderung des Kauflächenbildes des M_1 in Abhängigkeit von dem Grad der Abkauung. Kronenhöhen siehe Tabelle 1.


IF
MK
PF
1
2
3
4
5
2 mm
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20

Lebenstagen der Wühlmaus eine erhebliche Reduktion der morphologischen Elemente. Entsprechend selten werden Zähne in diesem Zustand gefunden. Unabhängig davon ist die Reduktion von morphologischen Elementen, die mit der Kronenbasis, der Unterkante des Schmelzbelages, in Verbindung stehen. Da diese Unterkante am Vorderlobus sehr weit aufragt, werden die vorderen Elemente (Inselfalte, *Mimomys*-Kante) ausgeglättet, wenn sich die Abkauebene der Basis des Schmelzbelages nähert. Da bei wurzellosen Molaren keine Kronenbasis ausgebildet wird, ist dieser Faktor für die meisten der anderen Arvicolinen-Gattungen von geringer Bedeutung. Bei den Wühlmäusen mit bewurzelten Molaren muß man aber das Kauflächenbild stets in bezug zur Abkaufstufe, d. h. der Kronenhöhe, sehen. Vergleicht man dann Zähne gleicher Abkaustufen, so ergibt sich die echte innerartliche Variabilität, die im vorliegenden Material aus Schambach weit geringer ist als die durch Abkauung bedingten Veränderungen.

Als **Kronenhöhe** wird hier die Höhe der distalen Schmelzauflage am Hinterlobus des M_1, bzw. die Schmelzauflage am Vorderlobus des M^3 gemessen.

Es liegen 23 M_1 vor, die morphologisch auswertbar sind. Sie sind in Abb. 1 bis 20 alle als rechte abgebildet. Die größte überlieferte Kronenhöhe liegt bei 4,5 mm. Das Kauflächenbild (Abb. 1) zeigt eine Besonderheit, nämlich, daß die Schmelzinsel hier nicht von der Inselfalte (IF) gebildet wird, wie es HINTON (1926: 112) für *M. pliocaenicus* zeigt, sondern in einer noch weiter mesial liegenden Falte mit dem Zahnaußenrand in Verbindung steht. Eine letzte Spur dieser Einfaltung zeigen zwei weitere Zähne (Abb. 2 und 3).

Die Dickendifferenzierung des Schmelzbandes, wie sie bereits von HINTON (1926: 353) als charakteristisch für *Mimomys* beschrieben wird, nämlich, daß der konvexe Schmelz dicker ist als der konkave, kann noch nicht in dieser Kronenhöhe, sondern erst unterhalb von 4 mm beobachtet werden. Bei einer Kronenhöhe von 4,2 mm sind die Komplizierungen der Zahnkappe — bis auf die Schmelzinsel — abgekaut. Aber sogleich werden neue morphologische Merkmale ausgebildet. Das Schmelzband wird am Vorderlobus und an der labialen Kante des Hinterlobus un-

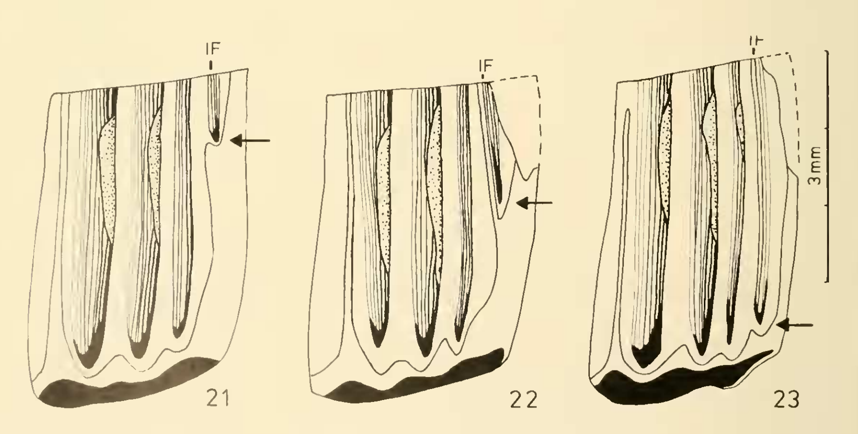


Abb. 21—23: *Mimomys* cf. *reidi*, Schambach, Villafranchium. Labialansichten verschiedener M_1, (Abb. 21 gehört zum Kronenbild in Abb. 6; Abb. 22 zu dem in Abb. 8; Abb. 23 zu dem in Abb. 7). Die Inselfalte (IF) beginnt unterschiedlich hoch über der Zahnbasis.

terbrochen (Abb. 5 bis 8). Erst etwas tiefer, bei einer Kronenhöhe von 3,5 mm, öffnet sich das Schmelzband auch an der lingualen Seite des Hinterlobus (Abb. 9 bis 20). Diese Unterbrechungen werden durch Aufragungen der Schmelzunterkante von der Zahnbasis her gebildet. Neben diesen drei regelmäßigen Unterbrechungen kommt es bei 2 von 13 Zähnen (etwa 15%) auch zu einer Unterbrechung im Scheitel der *Mimomys*-Kante (MK). Hier handelt es sich um ein echtes variierendes Merkmal (Abb. 8 und 22). Die Schmelzinsel ist bei allen Zähnen mit einer Kronenhöhe von weniger als 3,5 mm verschwunden.

Das Erscheinen der *Mimomys*-Kante wird von dem Ausmaß bestimmt, in dem die Inselfalte an die Zahnkrone hinabreicht. Bei einer Kronenhöhe über 3 mm sind Inselfalte — und damit die Mimomys-Kante stets ausgebildet (Abb. 1 bis 10). Im Bereich unter 3 mm variiert die Ausbildung (Abb. 21 bis 23). Zwischen 3 und 2,3 mm zeigen noch 11 von 17 Zähnen (etwa 66%) eine *Mimomys*-Kante. Nur bei etwa 17% reicht die Inselfalte und damit die *Mimomys*-Kante noch weiter hinunter und endet im extremen Fall bei etwa 0,7 mm Kronenhöhe.

Der Vorderlobus verliert bei stärkerer Abkauung nicht nur seine Falten auf der labialen Seite. Unter einer Kronenhöhe von 2,5 mm verflacht auch die linguale Falte, was dem Vorderlobus ein breiteres Aussehen gibt (Abb. 15 bis 20). Damit zeigt das vorliegende Material, daß trotz der starken Veränderungen durch die Abkauung, wie sie zwischen den Abb. 1 und 20 liegt, eine echte Variabilität in der Schmelzbandunterbrechung an der *Mimomys*-Kante und dem Ausmaß der Inselfalte besteht. Beide Merkmale sind nicht gekoppelt und weisen daher nicht auf eine andere taxonomische Einheit hin.

3.2 Der dritte obere Molar

Neben dem M_1 zeigt auch der M^3 wichtige diagnostische Merkmale, allerdings verändert sich auch sein Kauflächenbild. Es soll wiederum in Beziehung zur Kronenhöhe (Definition siehe oben) beschrieben werden. Am M^3 lassen sich konfluente Dentinfelder unterscheiden, wovon das mesiale die 1. Labial- sowie die 1. und 2. Lingualantiklinale umfaßt. Im distalen Dentinfeld liegen die 2. linguale und 3. labiale Antiklinale sowie der Hinterlobus. In diesem distalen Dentinfeld kann bei *Mimomys reidi* eine Schmelzinsel ausgebildet sein (Kowalski 1960: 183). Da die oberen Molaren etwa spiegelbildlich zu den unteren gebaut sind, entsprechen die mesialen Elemente 1. Labialantiklinale und 1. Lingualantiklinale dem Hinterlobus am M_1, während der distale Teil am M^3 dem Vorderlobus am M_1 entspricht.

13 M^3 liegen zur Untersuchung vor (Abb. 24 bis 35). Unabgekaute M^3 fehlen leider, die Aufschluß darüber geben könnten, wo die tiefste Verbindung der Schmelzinsel zur Außenwand liegt. Die beiden Molaren mit der größten Kronenhöhe (mehr als 3,5 und 3,0 mm; Abb. 24 und 25) zeigen diese Schmelzinsel im distalen Dentinfeld. Das Schmelzband ist in dieser Höhe weder unterbrochen noch deutlich in der Dicke differenziert. Bei den nächsten Zähnen mit einer Kronenhöhe um 2,9 mm (Abb. 26 bis 28) wird das Schmelzband an der 1. labialen und 1. lingualen Antiklinale sowie am Hinterlobus unterbrochen. Es sind die entsprechenden Stellen, an denen auch am M_1 diese Unterbrechungen auftreten. Allerdings ist hier die Abfolge der Unterbrechungen in der Kronenhöhe nicht so weit auseinandergezogen, so daß keine regelhafte Abfolge beobachtet werden kann. Das Schmelzband ist in der Dicke differenziert und in die Synklinalen ist Zement eingelagert.

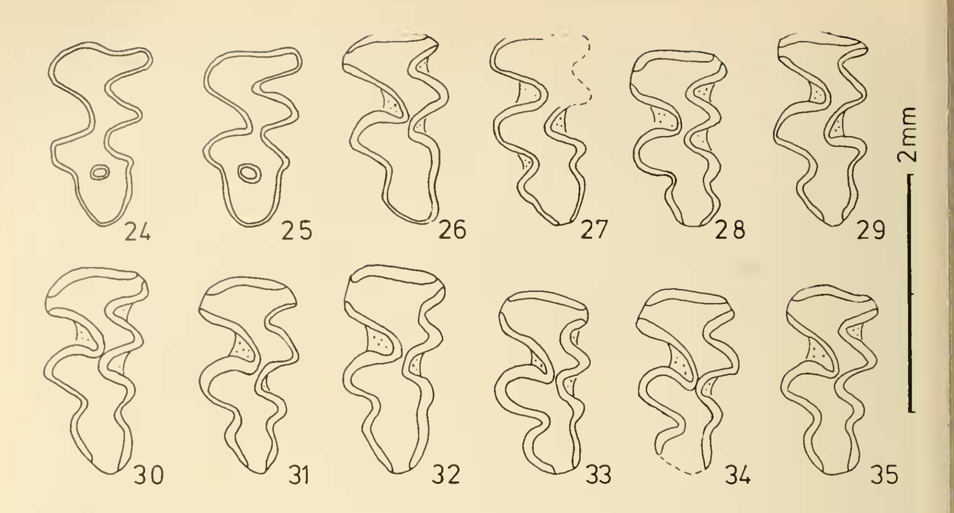


Abb. 24—35: *Mimomys* cf. *reidi*, Schambach, Villafranchium. Kauflächenbilder des M^3 nach der Kronenhöhe geordnet. (Abb. 24 = Kronenhöhe über 3,5 mm; 25 = 3,0; 26 = 2,9; 27 = 2,9; 28 = 2,9; 29 = 2,7; 30 = 2,4; 31 = 2,3; 32 = 2,3; 33 = 2,3; 34 = 2,0; 35 = 2,0).

Der Hinterlobus erscheint bei den Zähnen mit einer Höhe von 2,9 bis 2,3 mm langgestreckt und bei den stärker abgekauten eher verkürzt. Die gesamte Form des Hinterlobus variiert in ihren Proportionen nicht unbedeutend. Damit zeigt sich für den M^3 zwar nur eine relativ geringe Veränderung, die durch den Grad der Abkauung bestimmt ist, aber eine sehr viel größere echte Variabilität. Aus diesem Grunde ist dieser Zahn für die Artbestimmung weniger geeignet.

4. Die Ultrastruktur des Zahnschmelzes von *Mimomys*

Bisher wurden noch keine Untersuchungen zur Schmelzstruktur von Arvicolinen-Molaren vorgelegt. Die Beschreibungen des Schmelzes erfassen bisher nur die Differenzierung der Schmelzdicke und die Unterbrechungen des Schmelzbandes.

Die Ultrastruktur wird im Auflichtmikroskop bei etwa 200facher Vergrößerung erkennbar und läßt sich besonders gut im Raster-Elektronen-Mikroskop (REM) untersuchen. Als Vorbehandlung ist ein Einbetten in Kunstharz sowie ein Anschleifen erforderlich. Die eigentlichen Strukturen werden erst nach kurzem Anätzen sichtbar. Die Photos in der Kauflächenebene stammen von einem rechten, die der Längsschnitte von einem linken M_2. Sie wurden am REM des Sonderforschungsbereichs 53 in Tübingen hergestellt. Frau R. Klett und Herrn Dr. Chr. Hemleben sei herzlich für die Unterstützung bei der Arbeit am REM gedankt.

Das auffälligste Phänomen in der Schmelzstruktur der Molaren ist, daß sehr verschiedene Strukturtypen am Aufbau beteiligt sind (Abb. 36). Diese Strukturen sollen im folgenden beschrieben werden. Außerdem wird überprüft, wie weit die Verteilung der Strukturen im Schmelzband funktional bedingt ist.

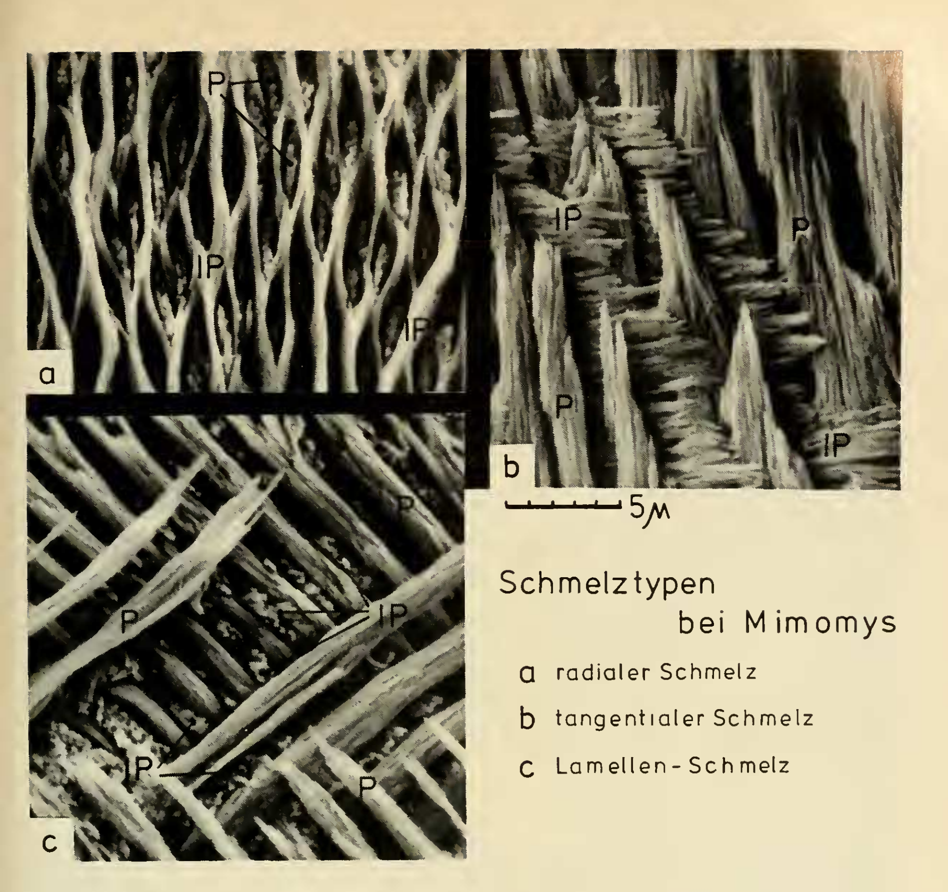


Abb. 36: *Mimomys* cf. *reidi,* Villafranchium, Schambach. Die verschiedenen Schmelztypen in einem Schliff parallel zur Kaufläche. Die Prismen (P) und die interprismatische Substanz (IP) wurden durch kurzes Anätzen sichtbar gemacht.

4.1 Die Bausteine

Im anorganischen Bestandteil des Schmelzes bei Nagetieren sind vor allem zwei Elemente zu unterscheiden: Die Schmelzprismen (im Englischen *rods*) sind zu Strängen gebündelte Apatitkristallite. Der Durchmesser der rund bis ovalen Prismen liegt bei 3 μ. Die sogenannte Interprismatische Substanz besteht ebenfalls aus Apatitkristalliten, die aber nicht gebündelt sind. Sie liegen in einem fast rechten Winkel zu den Prismen und füllen den Raum zwischen diesen aus. Die zu unterscheidenden Schmelzstrukturen zeichnen sich durch eine unterschiedliche Verwendung dieser Bausteine aus. Frühere Autoren haben bei der Diskussion der Dickendifferenzierung zwischen konkaven (nach innen gewölbten) und konvexen (nach außen gewölbten) Abschnitten des Schmelzbandes unterschieden. Die Verteilung der Ultrastrukturen entspricht weitgehend dieser Unterscheidung.

4.2 Der konkave Schmelz (Abb. 37 und 38)

Zwei Lagen lassen sich im konkaven Schmelz unterscheiden. In der Aufsicht von der Kaufläche her erscheint die innere als Kreuzstruktur, die äußere radial gestreift. Trotz dieser Zweiteilung laufen die Prismen (P) von der Dentin-Schmelz-Grenze bis zur Außenkante ebenso wie die interprismatische Substanz (IP) durch. Sie ändern nur ihre Richtung an der Grenze zwischen den beiden Lagen.

Die Prismen entspringen an der Dentin-Schmelz-Grenze und streben in Lamellen (Tomes 1850: 552) um etwa 10° bis 20° zur Kaufläche hin ansteigend dem

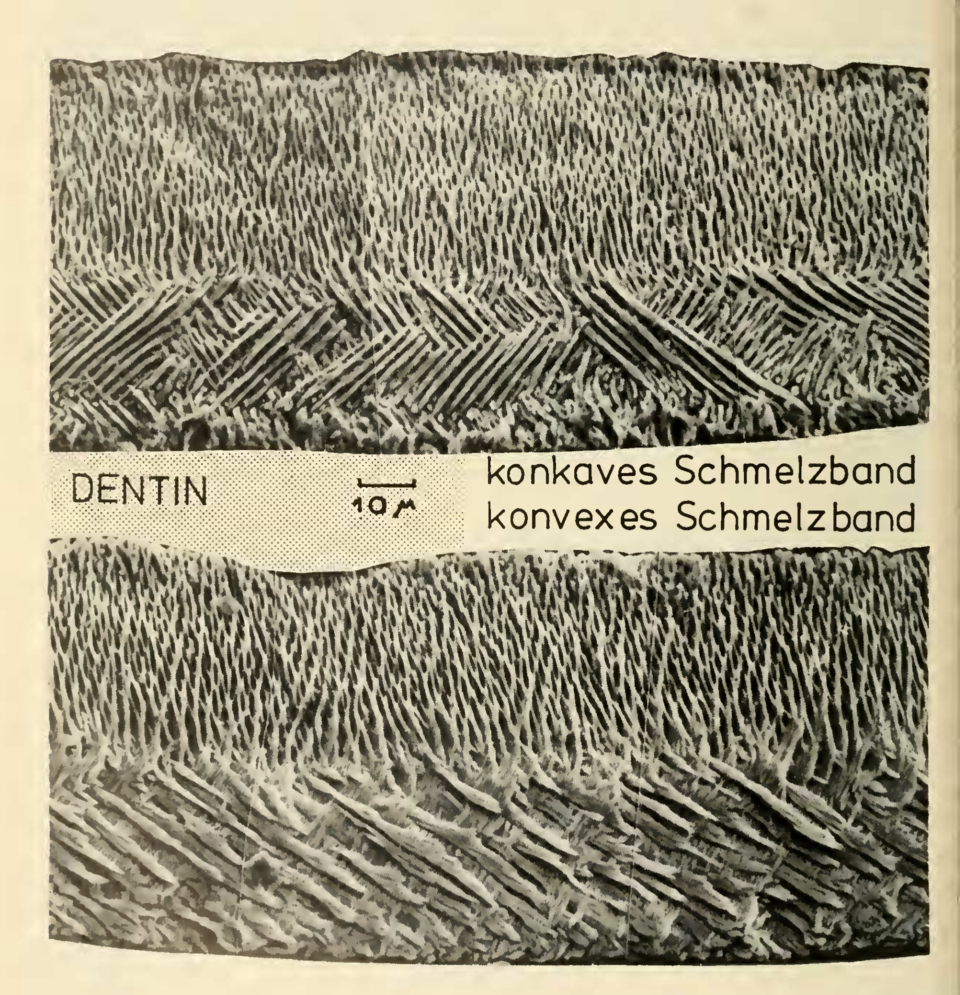


Abb. 37: *Mimomys* cf. *reidi*, Villafranchium, Schambach. Die Schmelzbänder in einem Schliff parallel zur Kaufläche. Das konkave Schmelzband ist aus radialem und Lamellen-Schmelz gebaut, das konvexe Schmelzband aus radialem und tangentialem Schmelz. Der radiale Schmelz liegt innerhalb der Schmelzbänder stets auf der dem Druck zugewandten Seite (im Bild oben).

äußeren Schmelz zu. Diese Lamellen sind uniseriale Hunter-Schreger-Bänder, das heißt Prismenbündel, die nur ein Prisma dick sind und gegeneinander in einem Winkel versetzt sind. Sie verlaufen parallel zur Kaufläche. Innerhalb dieser Lamellen stehen die Prismen abgesehen von dem unmittelbaren Ursprung nicht senkrecht auf der Dentin-Schmelz-Grenze, sondern bilden mit dieser einen Winkel von etwa 30°. Da die einzelnen Lamellen in der Aufsicht wechselseitig nach rechts oder links abbiegen, überkreuzen sich die Prismen der verschiedenen Lagen entsprechend unter einem Winkel von 120°.

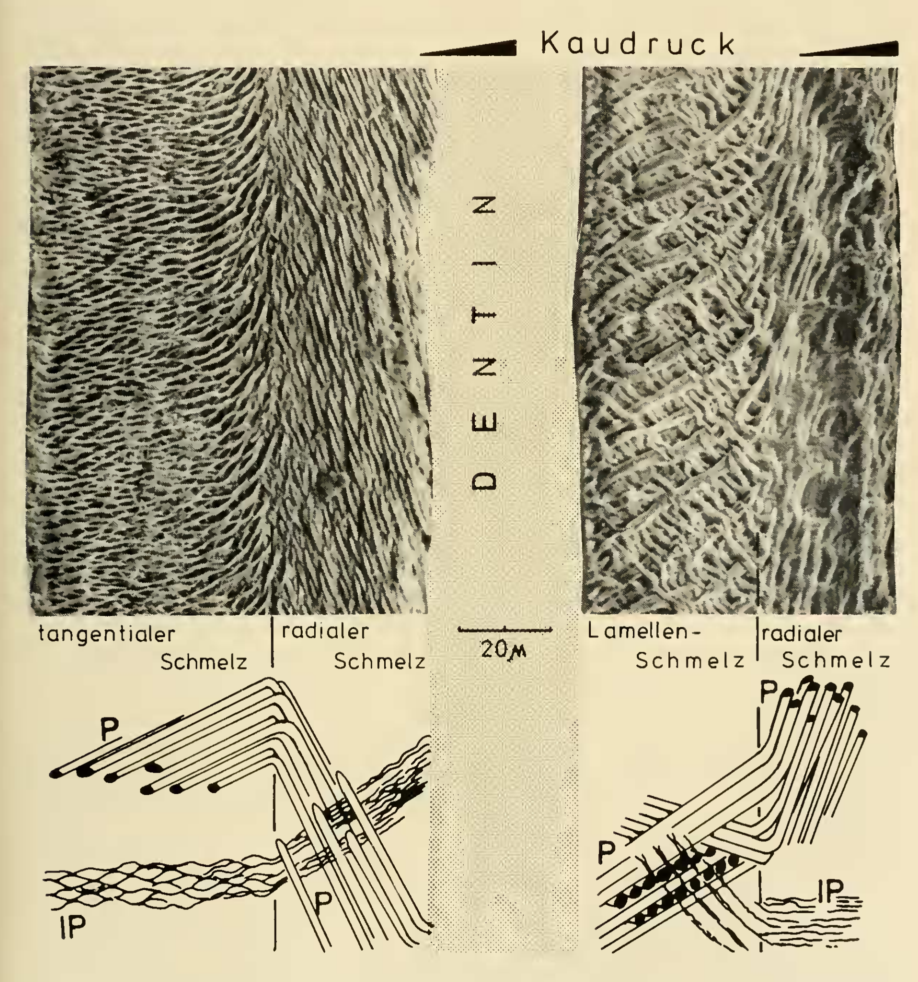


Abb. 38: *Mimomys* cf. *reidi*, Villafranchium, Schambach. Schliff durch ein Dentindreieck mit konvexem (links) und konkavem (rechts, Schmelzband senkrecht zur Kaufläche (oben). Die Skizzen zeigen den Verlauf der Prismen (P) und der interprismatischen Substanz (IP) an.

Eine interprismatische Substanz ist gut erkennbar und durchzieht dieses Netz in der dritten Richtung in dem die Kristallite unter dem Winkel von 50 bis 70° von der Dentin-Schmelz-Grenze absinken. Das Ergebnis ist eine in drei Richtungen sich durchkreuzende Struktur. Dieser Schmelztyp wird als **Lamellen-Schmelz** bezeichnet.

An der Grenze zum äußeren Schmelz biegen die Prismen aus der fast horizontalen Lage in eine steil aufragende Richtung zur Kaufläche hin um und streben radial zum Außenrand. In diesem Bereich ist kein Unterschied zwischen den Prismen der verschiedenen Lamellen mehr erkennbar. Die interprismatische Substanz vollzieht die entgegengesetzte Bewegung. Sie biegt aus der steil abfallenden Richtung in eine fast kauflächenparallele Richtung um und umgibt anastomisierend die einzelnen Prismen. Dieser Schmelztyp wird als **radialer Schmelz** bezeichnet. In der Aufsicht (Abb. 37) sieht man also im inneren Schmelz vor allem die Prismen, im äußeren Schmelz vor allem die interprismatische Substanz.

4.3 Der konvexe Schmelz (Abb. 37 und 38)

Wie im konkaven Schmelzband lassen sich bei Mimomys auch im konvexen Schmelzband zwei Lagen unterscheiden, allerdings entsprechen sich diese beiden Lagen nicht. Der innere Schmelz der konvexen Seite entspricht dem eben beschriebenen radialen Schmelz der konkaven Seite in Form und Struktur. Die Prismen steigen hier von der Dentin-Schmelz-Grenze steil nach oben zur Kaufläche hin an, während die interprismatische Substanz nur geringfügig abfallend diese Prismen anastomisierend umgibt. Der äußere Schmelz der konvexen Seite zeigt zwar eine Überkreuzungsstruktur, ist aber nicht homolog mit dem Lamellen-Schmelz der konkaven Seite. Die steil aufsteigenden Prismen biegen an der Grenze zum äußeren Schmelz in die horizontale Richtung um und zwar alle in gleicher Richtung, ohne daß die Lagen mit unterschiedlichen Richtungen ausgebildet werden. Die Prismen dieses Abschnittes bilden wiederum einen Winkel von 30° mit der Außenkante. In der labialen Zahnhälfte weisen alle Prismen labiad, in der lingualen Zahnhälfte linguad. Die interprismatische Substanz durchwebt ebenfalls horizontal die Prismen und bildet mit ihnen einen Winkel von etwa 90°. Dieser Schmelztyp wird **tangentialer Schmelz** genannt. Der Unterschied gegenüber dem Lamellen-Schmelz besteht darin, daß alle Prismen parallel liegen. Damit fehlt dem tangentialen Schmelz eine Verflechtung in der dritten Richtung. Auch aus der Innen-Außen-Beziehung geht hervor, daß diese beiden Strukturen sich nicht entsprechen.

Der tangentiale Schmelz entspricht in seinem Aufbau dem radialen Schmelz, allerdings ist die Orientierung um 90° gedreht. Daher zeigt der tangentiale Schmelz im Längsschnitt (Abb. 38) das gleiche Bild wie der radiale Schmelz in der Kaufläche (Abb. 37).

4.4 Die Verbreitung der Schmelztypen im Gebiß (Abb. 39)

Das wichtigste Verteilungsmuster der Strukturen im Schmelz wurde bereits mit der Unterscheidung von konkavem und konvexem Schmelz genannt. Stets wird das konkave Schmelzband von radialem Schmelz über Lamellen-Schmelz gebildet, das konvexe Schmelzband aber von tangentialem über radialem Schmelz. Diese Regel gilt für alle Molaren des Unter- und Oberkiefers, obwohl im Unterkiefer die konkave Seite stets mesial vom Dentindreieck und im Oberkiefer stets distal liegt. Die

Strukturverteilung bleibt durch die ganze Höhe des Zahnes gleich. Von besonderem Interesse sind die Umbiegungszonen des Schmelzbandes. Weil der Schmelz in der inneren Umbiegungszone ausgedünnt ist, lassen sich hier die Lagebeziehungen der verschiedenen Schmelztypen nicht gut beobachten. Hier wird das Schmelzband allein von radialem Schmelz gebildet. An den äußeren Umbiegungsstellen ist der Übergang dagegen gut sichtbar (Abb. 39). Von der konkaven Seite kommend, liegt an der Innenseite der Lamellen-Schmelz. Er greift gerade noch etwas auf die konvexe Seite über. Der radiale Schmelz bildet auch hier noch die Außenlage. Er biegt dort wo der Lamellen-Schmelz auskeilt, auf die Innenseite des konvexen Schmelzes um, so daß der radiale Schmelz kontinuierlich den Zahn umgibt. Der tangentiale Schmelz auf der konvexen Seite setzt erst ein, nachdem der Lamellen-Schmelz der konkaven Seite verschwunden ist. Es gibt also keinen Übergang zwischen diesen beiden Zonen. Die Struktur des konvexen Schmelzbandes ist in der distalen Kante des Hinterlobus an den unteren Molaren und entsprechend am Vorderlobus der oberen Molaren ausgebildet. Am Vorderlobus des M_1 wird von dieser Struktur nur die konvexe (distale) Kante der 3. Labialsynklinale, der 4. Lingualsynklinale und die Lingualkante gebildet. Der Lamellen-Schmelz, z. T. von nur dünnem radialem Schmelz überlagert, umgibt alle anderen Stellen des Vorderlobus, unabhängig von der Krümmung. So sind beide Seiten der *Mimomys*-Kante und bei jungen Exemplaren die gesamte Vorderkappe vom Lamellen-Schmelz bedeckt. Die Schmelzinsel wird nur von radialem Schmelz gebildet.

Die Struktur des konkaven Schmelzbandes ist aber nicht auf die Molaren beschränkt, sondern sie ist identisch mit der der Schneidezähne. Hier sind die Lamellen durch die allmähliche Reduktion der Dicke der Hunter-Schreger-Bänder bereits zu einem sehr viel früheren Zeitpunkt in der phylogenetischen Abfolge ausgebildet worden. Am Schneidezahn ist diese Struktur Allgemeingut von zwei Unterordnungen der Rodentia, der Sciuromorpha und der Myomorpha (Tomes 1850, Korvenkontio 1934, Wahlert 1968).

Ein Modell des Prismenverlaufes in den Incisiven von *Rattus*, die grundsätzlich mit denen von *Mimomys* übereinstimmen, gibt Warschawsky 1971. Die Übertragung dieser Schneidezahnstruktur in die Schneidekanten des Molargebisses ist allerdings nur den Arvicolinae gelungen.

4.5 Funktionale Interpretation

Es soll die Hypothese überprüft werden, ob die Verteilung der beschriebenen Strukturen in den Molaren im wesentlichen funktionsbedingt und so primär von der konvexen oder konkaven Krümmung des Schmelzbandes unabhängig ist.

Für diese Überprüfung muß die Funktionsweise der Gebisse der Arvicolinen und damit von *Mimomys* kurz erläutert werden. Hier interessiert allein das Bakkenzahngebiß und damit der Kauvorgang, der vom Nagevorgang zeitlich und funktionell zu unterscheiden ist.

Beim Kauen wird der Unterkiefer unter Druck gegen den Oberkiefer nach vorne gezogen (Hinton 1926: 31). Nach den Schleifspuren auf den Molaren, die alle parallel zur Längsachse verlaufen, ist die seitliche Komponente, die grundsätzlich bei jedem Kauvorgang zu erwarten ist (Crompton & Hiiemae 1969), äußerst gering. Entsprechend der Bewegung trifft der Kaudruck auf jedes Zahnelement der unteren Molaren von mesial, auf jedes im Oberkiefer von distal. Diesem Verhält-

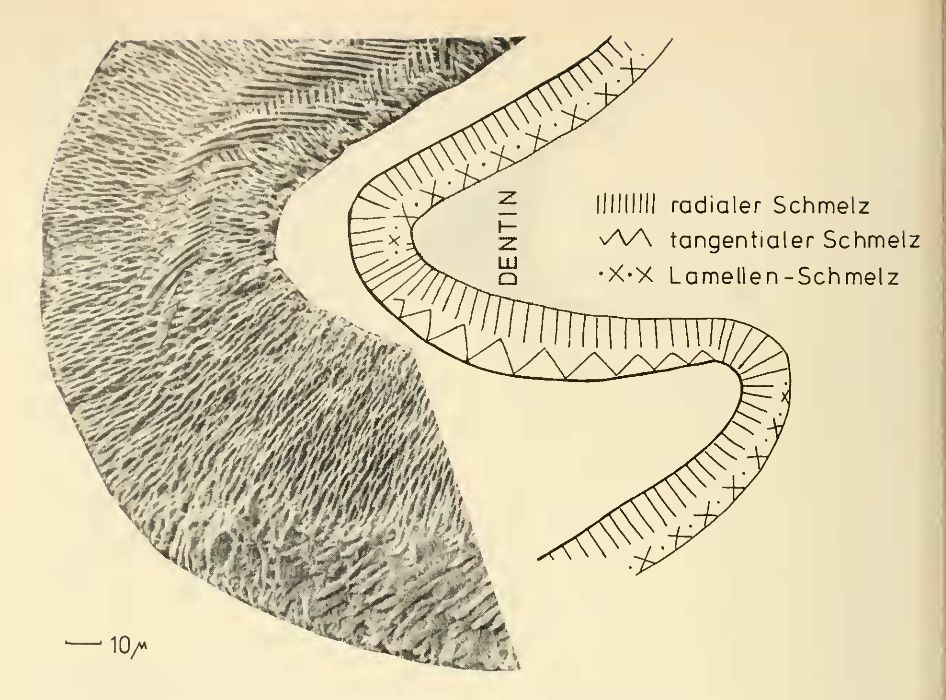


Abb. 39: *Mimomys* cf. *reidi,* Villafranchium, Schambach. Schematische Verteilung der Schmelztypen in der Ebene der Kaufläche. An der äußeren Umbiegung (Foto) keilt der Lamellen-Schmelz an der Innenseite aus, während der tangentiale Schmelz an der Außenseite des konvexen Schmelzbandes einsetzt.

nis entspricht die spiegelbildliche Anordnung der Zahnelemente in Unter- und Oberkiefer (Abb. 40). Daraus ergibt sich weiter, daß im Bereich der Dentindreiecke stets die konkave Seite dem Druck zugewandt (oder luvseitig) liegt, und die konvexe Seite entsprechend auf der vom Druck abgewandten Seite (oder leeseitig) liegt. Im folgenden wird luv- und leeseitig in diesem Sinne zur Vereinfachung der Beschreibung benutzt werden.

Betrachten wir die Verteilung der Schmelzsstrukturen unter diesem Gesichtspunkt (Abb. 40), dann liegt das Schmelzband auf der Vorderkappe des M_1 auf der Luvseite und hat entsprechend die gleiche Struktur wie die Luvseite der Dentindreiecke, nämlich Lamellenschmelz mit überlagerndem radialen Schmelz, obwohl das Schmelzband an der Vorderkappe konvex gebogen ist. Zu einem weiteren Schluß kommt man bei der Betrachtung der Schmelzstrukturen unter dem Einfluß des Kaudrucks. Dieser wird bei dem luvseitigen Schmelz an der Außenseite aufgenommen, bei dem leeseitigen aber von der Dentin-Schmelz-Grenze. Umgäbe ein einheitlicher Schmelz den ganzen Zahn, z. B. der des konkaven Schmelzbandabschnittes mit radialem Schmelz über Lamellen-Schmelz, dann träfe der Kaudruck einmal zuerst auf den radialen Schmelz, das andere Mal aber auf den Lamellen-Schmelz. Da aber eine derart gegliederte Struktur sicher anisotrop ist, wären unterschiedliche Verschleißerscheinungen an der Luv- und Leeseite zu erwarten, so daß nicht beide Schmelzbänder, wie bei *Mimomys,* in der Kauebene liegen würden. Bei

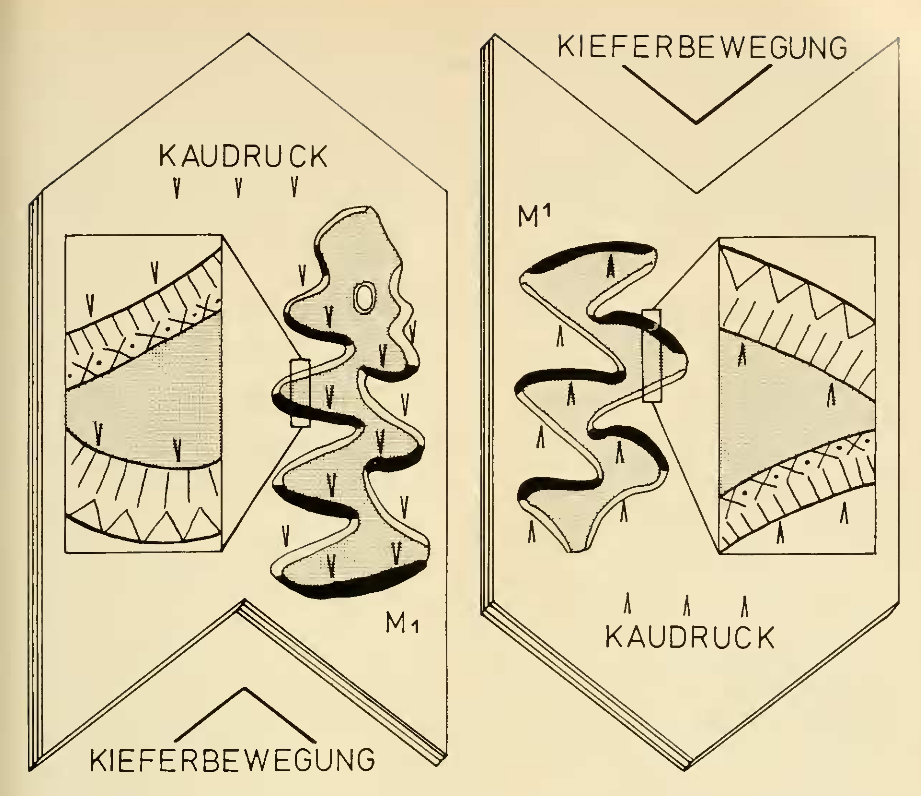


Abb. 40: Die Schmelzband-Feinstruktur in ihrer Beziehung zu Kaudruck und Kieferbewegung dargestellt an den spiegelbildlich ausgebildeten Molaren des Unter- und Oberkiefers von *Mimomys* cf. *reidi* (Signaturen siehe Abb. 39).

Mimomys haben aber die beiden unterschiedlich belasteten Schmelzbänder auch unterschiedliche Strukturen. In beiden Schmelzbändern liegt der radiale Schmelz, der vertikal durch Prismen verstrebt ist, auf der den Druck aufnehmenden Seite. Er ist hinterlegt von einem Schmelz, der in horizontaler Richtung sich überkreuzende Strukturen aufweist: einmal von Lamellen-Schmelz und einmal von tangentialem Schmelz.

Die Strukturen der Luv- und Leeseite sind aber trotz der Umkehrung der internen Lagebeziehungen nicht identisch. Dem äußeren Schmelz der Leeseite fehlt die Verflechtung in der dritten (der vertikalen) Richtung. Es ist sehr wahrscheinlich, daß dieser Strukturunterschied auch eine geringere Abriebfestigkeit bewirkt. Damit aber bei *Mimomys* beide Schmelzkanten als Schneidekanten funktionieren können, müssen sie in gleicher Höhe bleiben. Es scheint, daß die durch das Material bedingte geringere Standfestigkeit durch m e h r Material, nämlich durch ein auffallend dickeres Schmelzband kompensiert wird.

Wenn man also den Kaudruck als wichtigsten Faktor in Betracht zieht, dann fügen sich die Merkmale des Schmelzbandes logisch zusammen, damit gewinnt die funktionelle Bedingtheit der Schmelzverteilung einen hohen Grad von Wahrschein-

lichkeit, auch wenn zur Zeit die mechanische Wirkungsweise dieser Schmelzstrukturen noch nicht beschrieben werden kann.

Diese Strukturen gewinnen dadurch besondere Bedeutung, daß sie nicht auf die Gattung *Mimomys* beschränkt sind, sondern mit gewissen Modifikationen bei den meisten Arvicolinen-Gattungen wiedergefunden werden können. Die sich daraus ergebenden phylogenetischen Aspekte werden in einem anderen Rahmen bearbeitet werden.

Schriftenverzeichnis

Chaline, J. (1972): Les Rongeurs du Pleistocêne moyen et supérieur de France. — 410 S., 17 Taf.; Paris (CNRS).

Crompton, A. W. & Hiiemäe, K. (1969): How Mammalian Molar Teeth Work. — Discovery, **5**: 23—34.

Dehm, R. (1962): Altpleistocäne Säuger von Schernfeld bei Eichstätt in Bayern. — Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., **2**: 17—61, 7 Abb., 4 Taf.; München.

Fejfar, O. (1961): Die Plio-Pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnáčka und Ivanovce (Slowakei) ČSR. II. Microtidae und Cricetidae inc. sed. — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **112**: 48—82; Stuttgart.

Fejfar, O. (1972): Die Wühlmäuse (Microtidae, Mammalia) der älteren Sammlungen aus Stránská Skála bei Brno. — S. 165—174 in Musil, R. 1972: — Stránská Skála I. — Anthropos, **20**: (NS 12); Brünn.

Freudenthal, M., Meijer, T. & van der Meulen, A. J. (1976): Preliminary report on a field campaign in the continental Pleistocene of Tegelen (The Netherlands). — Scripta Geologica, **34**; Leiden.

Heller, F. (1963): Eine altquartäre Wirbeltierfauna des unteren Cromerium aus der nördlichen Frankenalb. — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **118**: 1—20, 10 Abb.; Stuttgart.

Heller, F. (1967): Die Wühlmäuse (Arvicolidae Gray 1821) der altpleistozänen Säugetierfauna von Schernfeld bei Eichstätt in Bayern. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **7**: 201—203; München.

Hinton, M. A. C. (1926): Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) living and extinct. Vol. I. — 488 S., 15 Taf., 110 Abb.; London (BM).

Kretzoi, M. (1956): Die altpleistozäne Wirbeltierfauna des Villányer Gebirges. — Geol. Hung. Ser., Paleont., **27**: 1—264, 4 Abb.; Budapest.

Korvenkontio, V. A. (1934): Mikroskopische Untersuchungen an Nagerincisiven. — Ann. Zool. Fennicae Vanamo, **2**; Helsinki.

Kowalski, K. (1958): An early pleistocene Fauna of small Mammals from Kadzielnia Hill in Kielce (Poland). — Acta Palaeont. Polon., **3**: 1—47, 24 Abb.; Warschau.

Kowalski, K. (1960): Pliocene Insectivores and Rodents from Rebielice Królewskie (Poland). — Acta Zool. Cracoviensia, **5**: 155—201, 8 Abb., 3 Taf.; Krakau.

Méhely, L. v. (1914): Fibrinae Hungariae. Die tertiären und quartären wurzelzähnigen Wühlmäuse Ungarns. — Ann. Mus. Nat. Hung. Budapest, **12**: 155—243; Budapest.

Michaux, J. (1971): Arvicolinae (Rodentia) du Pliocéne terminal et du Quaternaire ancien de France et d'Espagne. — Palaeovertrebrata 4, 137—214, Montpellier.

Schmidt-Kahler, H. (1962): Stratigraphische und tektonische Untersuchungen im Malm des nordöstlichen Ries-Rahmens. — Erlanger Geol. Abh., **44**: 51 S.; Erlangen.

Tomes, J. (1850): On the Structur of the dental tissues of the order Rodentia. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, **1850**: 529—567; London.

Wahlert, J. H. (1968): Variability of Rodent Incisor Enamel as viewed in Thin Section, and the Microstructure of the Enamel in Fossil and Recent Rodent Groups. — Breviora, Mus. Comp. Zool., 309: 1—18; Cambridge/Mass.

Warshawsky, H. (1971): A Light and Electron Microscopic Study of the nearly Mature Enamel of the Rat Incisors. — The Anatomical Record, **169**: 559—583.